Untersuchungen über Stipularbildungen

von

Josef Schiller.

(Mit 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 22. Oktober 1903.)

Unter »Nebenblättern« oder »Stipulae« versteht bekanntlich die deskriptive Morphologie Organe, welche paarweise, d. h. rechts und links vom Blattgrunde entspringen und in Anpassung an die verschiedensten Funktionen außerordentlich verschiedene Ausbildung erlangen können.[1]

Es ist ferner allgemein bekannt, daß Stipulargebilde vielfach ein so konstantes Auftreten bei Pflanzen bestimmter Zugehörigkeit zeigen, daß sie geradezu als charakteristische Merkmale ganzer Pflanzenfamilien angesehen werden können.

Goebel[2] hat bereits mit voller Sicherheit nachgewiesen, daß die von der deskriptiven Morphologie als Nebenblätter bezeichneten Organe entwicklungsgeschichtlich sehr verschiedenwertig sind. Er hat gezeigt, daß beispielsweise »Axillarstipulae« zum Teile durch Verwachsung von je zwei rechts und links angelegten Nebenblättern entstehen

[1] Vergl. nur beispielsweise: Pax Ferd., Allgemeine Morphologie der Pflanzen, 1890, p. 99 ff.; — Wiesner J., Organographie und Systematik, 1891, p. 49; — Eichler A. W., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, Marburg 1861; — Strasburger in Strasburger, Noll, Schenck, Schimper, Lehrbuch der Botanik, 2. Aufl., p. 26. — Über Nebenblätter und die sie behandelnde Literatur vergl.: Lubbock, Buds and Stipules, London 1899.

[2] Goebel K., Organographie der Pflanzen, II. Teil, p. 551 bis 571 (1900).

können, daß aber ganz ähnliche Bildungen auch ohne jedwede Verwachsung aus der Blattbasis entstehen können. Ferner hat er dargelegt, daß »typische«, d. h. rechts und links am Blattgrunde entspringende Stipulae in der Regel Umgestaltungen des Blattgrundes sind, daß aber auch ganz ähnliche Bildungen durch Umbildungen von Teilen der Blattfläche entstehen können.

Auf die letzterwähnten Kategorien von Stipulargebilden hat auch Wettstein[1] hingewiesen und sie zum Unterschiede von den typischen Stipulargebilden als Pseudostipulae bezeichnet.

Diese Pseudostipulae habe ich zum Gegenstand eingehenderer Untersuchungen gemacht, deren Resultate im folgenden mitgeteilt werden sollen.

Auf die Möglichkeit des Entstehens von nebenblattähnlichen Gebilden durch Umbildung von Teilen der Blattfläche hat L. Celakovsky und Lubbock hingewiesen. Ersterer[2] versuchte die vielbesprochenen Ranken von *Smilax* als basale in Ranken umgewandelte Abschnitte der Laubblätter zu deuten, eine Deutung, der allerdings Goebel[3] entschieden entgegentrat.

Lubbock[4] erwähnt, daß man gewisse Teile von Blattschuppen und auch tief am Grunde befindliche Fiederpaare, z. B. bei *Cardamine impatiens* und bei Kompositen von Nebenblättern schwerlich trennen kann (»... can scarcely be distinquished from stipules«), doch verfolgt er den Gegenstand nicht weiter.

Die Unterscheidung der Pseudostipulae von den Stipulae im engeren Sinne dürfte nicht bloß aus dem Grunde gerechtfertigt erscheinen, weil es sich um entwicklungsgeschichtlich verschiedene Organe handelt, sondern auch deshalb, weil das Auftreten der beiden Arten von Organen ein recht verschiedenes ist.

Stipulae im engeren Sinne sind bekanntlich in ihrem Auftreten von großer Konstanz; ihre Ausbildung wird von der

[1] Wettstein R. v., Verhandlungen der k. k. zoolog. botan. Gesellschaft in Wien, 50. Jahrg., 1900, p. 57.

[2] Celakowsky J., Botanische Zeitung, 55. Jahrg., 1897, p. 170 ff.

[3] Goebel K., a. a. O., p. 432 und 433.

[4] Lubbock, Buds and Stipules, p. 198.

Pflanze erblich mit großer Zähigkeit festgehalten, wofür das Vorkommen rückgebildeter, funktionsloser Stipulae bei Formen, welche mit nebenblattragenden verwandt sind, ferner das Vorkommen an Pflanzenteilen, an welchen die ökologische Bedeutung eine geringe ist, spricht.

Pseudostipulae dagegen finden sich in der Regel an Pflanzen, deren Blätter keine Stipulae tragen; sie werden an gewissen Teilen solcher Pflanzen ausgebildet, und zwar dort, wo ihnen eine bestimmte Funktion zukommt, also insbesondere an jungen Sprossen und in der Nähe von Blüten, respektive Infloreszenzen.

Was die Funktion der Pseudostipulae anbelangt, so stimmt sie mit jener der meisten Stipulae überein: es sind Schutzorgane, welche zartere Organe (Knospen, Blattanlagen etc.) gegen von außen kommende Störungen schützen.

Mit der Unterscheidung der Pseudostipulae (basale Ausgliederungen der Blattfläche) von den eigentlichen Stipulae (Ausgliederungen des Blattgrundes) soll natürlich nicht gesagt sein, daß letztere (nach Ausscheidung der »Ligularbildungen«) etwas entwicklungsgeschichtlich Einheitliches sind; es muß insbesondere auch die Möglichkeit der phylogenetischen Entwicklung von Ligulargebilden aus Pseudostipulae ins Auge gefaßt werden, wie dies schon Goebel[1] betonte.

Betrachtet man im Frühjahre die Knospenschuppen einer austreibenden Blattknospe von *Rosa, Pirus, Prunus* oder einer anderen holzigen Rosacee, so findet man an ihren Spitzen drei Höcker, zwei seitliche und dazwischen einen mittleren, häufig etwas größeren. Dieser stellt die reduzierte Blattfläche, jene die beiden Stipularanlagen vor. Je weiter die Schuppen an der Knospe nach oben liegen, desto größer und deutlicher werden allmählich die beiden seitlichen Höcker, die Stipulae, bis sie zugleich mit dem Laubblatt ihre normale bekannte Ausbildung zu beiden Seiten des Blattgrundes erlangt haben.

Solche seitliche Höcker, die also bei den *Rosaceae* die Stipulae repräsentieren, finden sich aber auch sonst bei nebenblattlosen Blättern. Bei *Acer tataricum* findet man am obersten

---

[1] Goebel K., a. a. O., p. 553.

Teile der Niederblätter eine kleine Spitze und zu beiden Seiten zwei stets deutlich wahrnehmbare Höcker,[1] ähnlich wie es in Fig. 46 von *Sambucus nigra* dargestellt ist. Die Ausbildung dieser drei Teile geht regelmäßig weiter, sie werden immer größer und der Lamina eines entwickelten Laubblattes immer ähnlicher, bis dann ohne weitere Übergänge die Lamina plötzlich normal entwickelt ist. Ihrem Aussehen nach stimmen die beiden Höcker bei *Acer* vollkommen mit denen bei *Rosa*, *Pirus* etc. überein. Dort sind es unentwickelte Lappen der Blattfläche, bei diesen Nebenblattanlagen. Auch darin stimmen beide Bildungen wieder überein, daß sie die Fläche der Knospenschuppen vergrößern helfen und damit zum Schutze der von ihnen bedeckten jungen Blattanlagen beitragen. Allein es geht aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen nicht an, auch die beiden Höcker, die sich bei allen *Acer*-Arten finden, als Stipulae im engeren Sinne zu bezeichnen. Infolge ihrer Ähnlichkeit mit Nebenblättern und infolge gleicher Funktion kann man sie wohl als nebenblattähnliche Organe, als Pseudostipulae bezeichnen. Sie sind bei den Bäumen mit gelappten nebenblattlosen Blättern an den Knospenschuppen sehr häufig vorhanden.

Viel schönere Pseudostipularbildungen zeigen jedoch gefiederte Blätter, und zwar die ersten Blätter eines jeden Jahressprosses. Betrachten wir zunächst *Fraxinus*.

An der Spitze der untersten Knospenschuppen findet man eine noch wenig scharf hervortretende Differenzierung, die aber meistens schon zwei seitliche Höcker von einem mittleren unterscheiden läßt. An den Knospenschuppen des zweiten oder dritten Paares bemerkt man, wie dies Fig. 10 von *Fraxinus Ornus* zeigt, eine Verbreiterung nach oben und die zwei seitlichen Höcker *ps*, die Pseudostipulae. Der mittlere Teil zeigt schon eine weitere Ausbildung durch seitliche Einschnitte an. Aus diesen gehen (Fig. 11) zwei Fiedern hervor. Die Pseudostipulae haben jetzt ihre schönste Ausbildung erlangt. Ihre Form ist flügelartig. Worauf wir diese stipularen Bildungen zurückzuführen haben, wird aus den nächsten Entwicklungs-

[1] Goebel, Spezielle Organographie, p. 575 und 576.

stadien klar. Es treten nämlich auf den seitlichen Abschnitten jetzt Laminarbildungen auf (Fig. 12, *bl*); die kleine Lamina ist nur mit dem Mittelnerv der Unterseite auf ihrer Unterlage, die auf den stark entwickelten Stiel des Fiederblättchens zurückzuführen ist, befestigt, so zwar, daß sich die beiden Hälften der kleinen Lamina leicht aufrichten lassen. Durch diese Bildung der Lamina auf den Pseudostipulae wird uns ihre phylogenetische Bedeutung vollends klar: es sind Fiedern. Je mehr nun die regelmäßige Entwicklung der beiden Laminae der Pseudostipulae fortschreitet, umsomehr nehmen die primären Blätter einen den Laubblättern ähnlicheren Habitus an und die Pseudostipulae werden langsam zum normalen untersten Fiederpaare des Laubblattes. In Fig. 13 sind zwei Paar Fiedern normal entwickelt und der Blattstiel hebt sich deutlich von dem häutigen, flügelartigen Rande ab, der am Grunde in zwei fiederähnliche Organe, die Pseudostipulae, ausgeht. Als Schutzorgan für die nach innen zu gelegenen jüngeren Blätter kommt jetzt nur noch der Petiolus mit dem breitflügeligen Rande in Betracht, die beiden Pseudostipulae schon weniger, da das Schutzbedürfnis immer kleiner wird. Je mehr der flügelige Saum schwindet, desto unmittelbarer treten nun die beiden Stipularblätter an den Blattstiel heran. Es kommt bei vielen anderen *Fraxinus*-Arten (*Fraxinus excelsior*, *Fr. nana*, *Fr. Americana*, *Fr. viridissima*, *Fr. ovata*) vor, daß sogar bei vollständig entwickelten Laubblättern der flügelige Rand erhalten bleibt, wie dies in Fig. 14 bei *Fr. excelsior* zur Darstellung gebracht worden ist (von der Rückseite gezeichnet). Der häutige Rand endigt am Mittelnerv des untersten Fiederblattpaares, dessen Lamina gewöhnlich kleiner und dadurch von den anderen Fiederpaaren verschieden ist, wodurch sie ganz den Eindruck der »Stipulae adnatae« hervorrufen und von den Nebenblättern, z. B. unserer Rosen, kaum zu unterscheiden sind.

Viele Arten der Gattung *Rhus* mit Fiederblättern, z. B. *Rh. hemialata*, *Rh. copalina*, *Rh. Toxicodendron* etc. weisen eine schöne stipulare Ausbildung des untersten Fiederblattpaares auf. Die an der Blattknospe befindlichen ersten Primärblätter besitzen gleichfalls die dreiteilige Spitze. Fig. 96 *Rhus*

hemialata. Die beiden Pseudostipulae (Fig. 96, *ps*) biegen sich nach der Seite hin (Fig. 97) und weisen auf der oberen Seite eine seichte, glatte Längsfurche auf (Fig. 97, *l*), welche die ganz unentwickelte Lamina darstellt. Die Pseudostipulae sitzen auch hier auf dem emporgehobenen Blattgrunde auf, der als häutiger Rand am Blattstiel entwickelt ist und aus dem sich scheinbar die Lamina entwickelt hat. Die Pseudostipulae nähern sich ihrer Form nach immer mehr den Fiedern (Fig. 98), der häutige Rand schwindet, bis er nur noch ganz schwach entwickelt ist (Fig. 100) und am Rücken des unteren Fiederblattpaares am Mittelnerv sich hinaufzieht. Mit dem Schwinden des geflügelten Randes am Blattstiele treten auch die Pseudostipulae (*ps,* Fig. 99 und 100) immer näher an letzteren heran, bis sie durch Erlangung der Fiederform ihre Bedeutung verloren haben (Fig. 100, F_1 und F_2).

Die primären Blätter von *Xanthoceras sorbifolia* weisen eine sehr sprungweise Entwicklung auf mit typischen Pseudostipulae. Auf die wenig entwickelten Knospenschuppen, die in Fig. 16 dargestellt sind, folgen sofort solche mit wohlausgebildeten Pseudostipulae (Fig. 17). Die nächsten Blätter sind schon fiederig entwickelt. Allein das untere Fiederpaar sitzt noch am geflügelten Rande auf und zeigt auch eine abweichende Laminabildung, indem die eine Hälfte des Fiederblattes gesägt, die andere dagegen ganzrandig ist (Fig. 18).

Ähnliche Ausbildungsweisen zeigt *Acer Negundo* und *Acer californicus.* Für *Acer Negundo* Fig. 19, 20, 21.

Pseudostipulae, welche den typischen Stipulae auf das Täuschendste ähnlich sind, fand ich auch bei der bekannten, häufig an Wänden gezogenen Bignoniacee *Tecoma radicans.* Auch sie besitzt bekanntlich Fiederblätter. Ihre Blattknospen sind nur von wenigen braunen und kleinen Schuppenblättern am Grunde umgeben, die wie schon die Schuppenblätter der besprochenen Formen eine einfache dreiteilige Spitze aufweisen. Die beiden Seitenhöcker entwickeln sich aber hier zu spitzen, länglichen Zipfeln (Fig. 1, *ps,* und Fig. 2, *ps*), die von den bereits abgesetzten Fiedern gänzlich verschieden sind (Fig. 2). Ihrem Umrisse nach nähern sich (in Fig. 3) die Pseudostipulae bereits den Fiedern und daß es auch hier tatsächlich

nur nach einer merkwürdigen Richtung umgebildete Fiedern sind, geht mit Gewißheit aus den Entwicklungsstadien hervor, wie sie in Fig. 4 festgehalten sind. Sie weichen zwar in ihrem Habitus immer noch beträchtlich von den Fiedern ab; allein die deutliche Ausbildung der Gefäßbündel weist auf die Weiterbildung zu normalen Fiedern hin. In der Tat wiesen die nächsten Blätter das unterste Fiederpaar vollkommen regelmäßig ausgebildet auf, so zwar, daß sie von den übrigen Fiederpaaren in keiner Beziehung verschieden waren. Auffallend mächtig ist hier bei *Tecoma radicans* auch der Blattgrund selbst auf verhältnismäßig hoher Entwicklung (Fig. 4) ausgebildet. Da nur zwei oder drei sehr kleine braune Knospenschuppen vorhanden sind, hiedurch der nötige Schutz aber nicht erreicht werden kann, so findet man das Emporstrecken des Blattgrundes bei den primären Blättern und auch bei den fast entwickelten Laubblättern vom ökologischen Standpunkte ganz begreiflich.

Es wurden ferner auch *Panax sessiliflorus, Carya amara, Trichilia undulaefolia* untersucht. Es ergab sich, daß auch bei diesen das unterste Fiederpaar bei den primären Blättern als Pseudostipulae entwickelt ist.

Aus den eben angeführten Beispielen dürfte hervorgehen, daß sich pseudostipulare Bildungen in der Region der primären Blätter sowohl bei gelappten Blättern (*Acer tataricum, Acer Pseudoplatanus* etc.) als insbesondere bei Fiederblättern vorfinden. Sie stimmten in ihrer physiologischen Bedeutung als Schutzorgane sowie häufig auch in ihrem morphologischen Aussehen mit echten Nebenblättern überein, doch zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß sie sich auf das untere Fiederpaar des entwickelten Laubblattes zurückführen lassen.

Im Gegensatze zu den bisher besprochenen Fällen, wo die pseudostipularen Bildungen nur im Bereiche der primären Blätter der Sprosse vorkamen, gibt es in sehr vielen Familien Pflanzen, die Stipularbildungen nur an den in der Nähe der Blütenregion gelegenen Fiederblättern aufweisen. Es sind auch in diesem Falle herabgerückte Fiedern und ihr Zweck ist derselbe wie bei den Pseudostipulae der primären Blätter: Knospenschutz. Daß die Fiedern nur in der Infloreszenzregion herab-

rücken und in diesem Falle zu schützenden Organen werden, verstehen wir biologisch recht gut. Denn hier werden in den Blattachseln Organe gebildet, die eines Schutzes bedürfen, währenddem unten am Stengel keine Organanlagen vorkommen, folglich auch keine Schutzorgane vorhanden zu sein brauchen. Denn der Schutz der Stammknospe wird nach Goebel durch das ganze Blatt erreicht.

Valeriana officinalis zeigt unterhalb der Infloreszenz an den Hochblättern zwei kleine Seitenlappen und dazwischen einen vielmal längeren Mittellappen (Fig. 57). Diese beiden Seitenlappen sitzen flügelartig am Grunde des Hochblattes und bewirken dadurch eine größere flächige Verbreiterung desselben, wodurch dessen Eignung als Schutzorgan noch vermehrt wird. Die erwähnten seitlichen Teile sind nichts anderes als umgewandelte Fiederchen, was aus den Übergängen von jenen Lappen bis zu normalen Fiedern an den weiter nach unten gelegenen Fiederblättern deutlich hervorgeht (Fig. 58 und 59). In allen Fällen zeigt das zu unterst stehende Fiederpaar ein von den übrigen Fiederchen abweichendes morphologisches Aussehen dadurch, daß sie auf dem flügelförmig entwickelten Blattgrunde breit aufsitzen. Dazu treten häufig noch andere Abweichungen: in der Größe, Färbung u. s. w. Frühzeitig übernehmen sie die Funktion des Knospenschutzes und treten nur dort auf, wo Organe in den Achseln der Blätter zur Entwicklung gelangen.

Durch dieses von den übrigen Fiedern abweichende Verhalten des untersten Fiederpaares dürfte es gerechtfertigt sein, auch hiefür den Begriff Pseudostipulae anzuwenden.

Die gleichen Verhältnisse zeigen die übrigen Arten der Gattung *Valeriana*, welche fiederschnittige Blätter besitzen: *Val. sambucifolia, exaltata, dioica* etc.

Bei den Kompositen kommen analoge Bildungen, z. B. bei *Centaurea Scabiosa* vor. Unter der Infloreszenz trifft man wie bei *Valeriana* ein dreiteiliges Hochblatt (Fig. 61), das durch die seitlichen Zipfel, die Pseudostipulae, gleichfalls eine bedeutende Flächenvergrößerung erfährt. Zu diesem ersten stipular umgewandelten Fiederpaare treten bei den nächst tiefer gelegenen Blättern natürlich noch mehrere andere,

normal entwickelte Fiederpaare (Fig. 62). Dieselben Vorgänge wiederholen sich an den Seitensprossen, wo aus den Achseln der Blätter neue Organe hervorgehen. Auch hier sieht man also das Fiederpaar zu einem bestimmten Zweck am Blattgrunde sitzen bleiben, nämlich um das aus der Blattachsel hervorbrechende Organ zu schützen (Fig. 63, *ps*).

Eine sehr schöne Pseudostipularbildung beobachtet man bei *Knautia arvensis.* Die obersten Hochblätter zeigen wieder die dreiteilige Ausbildung an der Spitze (Fig. 67). Der Grund ist hier besonders breitlappig abgerundet und die lappige oder flügelartige Verbreiterung wird an den nächst tiefer gelegenen Blättern immer größer, bis endlich jene Ausbildung erreicht ist, wie sie Fig. 70 und 71 zeigt. Es läßt sich recht gut denken, daß hier die Pseudostipulae mit ihrer auffallend großen, flügelförmigen Verbreiterung nebst dem Schutze der Axillarknospe noch andere Funktionen übernehmen. Vielleicht kommt Wasseransammlung in Betracht ähnlich wie bei *Dipsacus*; wenigstens findet man nach einem Regen und an feuchten Tagen immer einige Tropfen Wasser in der durch die Lappen gebildeten Vertiefung stehen.

Bei *Achillea filipendula* sind schon die obersten Blätter vielfach fiederschnittig (Fig. 79). Die nächstfolgenden Hochblätter entwickeln eine große Anzahl von Fiederpaaren, von denen das unterste sehr abweichend gestaltet ist. Während nämlich alle übrigen Fiederpaare symmetrisch und auf beiden Seiten eingeschnitten-gesägt sind (Fig. 80), ist das untere Fiederpaar auffallend unsymmetrisch gestaltet. Auf dem oberen Rande ist es ganzrandig, auf dem unteren eingeschnittengesägt. Die Pseudostipulae liegen anfangs beim Hervorbrechen der axillaren Knospe von beiden Seiten der letzteren an. An den Laubblättern unten am Stengel sind die Fiederpaare nicht nur in die Höhe gerückt, sondern es trat hier zum Hinaufrücken auch noch Verkümmerung (Fig. 82). Auffallend ist das ungleichartige Hinaufrücken der Fiedern an Stengel (Fig. 82, *a* und *a'*, *b'* und *b*, *c'* und *c*).

Auch *Serratula cyanoides* hat das unterste Fiederpaar pseudostipular entwickelt (Fig. 64, *ps*). Auch hier findet man überall das Fiederpaar jener Blätter am Grunde inseriert, in

deren Achseln Organanlagen sich befinden (Fig. 65). Wo solche nicht vorhanden (Fig. 66), sind die Fiederpaare vom Blattgrunde entfernt und gewöhnlich noch verkümmert. Analoge Erscheinungen bieten *Papaver orientale* (Fig. 76 bis 78) und *Artemisia vulgaris* (Fig. 72 bis 75).

Mit den bisher besprochenen und zur Darstellung gelangten Beispielen für die Verwendung des untersten Fiederpaares der Hochblätter als Stipularorgane, als Pseudostipulae, ist die Anzahl der Pflanzen, welche die erwähnten Erscheinungen bieten, natürlich noch lange nicht erschöpft. Wir finden das unterste Fiederpaar als Pseudostipulae verwendet ferner noch unter den Cruciferen bei *Cardamine*,[1] worauf schon Lubbock hinwies, *Nasturtium* (z. B. *Nast. silvestre*, *pyrenaicum* etc.); unter den *Dipsacaceae* nebst der bereits besprochenen *Knautia arvensis* noch bei den meisten unserer *Scabiosa*-Arten und besonders oft bei den Compositen. So finden wir sie bei den meisten Arten der Gattungen *Artemisia, Achillea*, *Anthemis*, *Tanacetum*, ferner bei einigen *Cirsium*-Arten und bei vielen anderen Gattungen.

Ein besonders erwähnenswertes Beispiel für die Verwendung des unteren Fiederpaares als Stipularorgan bietet unter den Papaveraceen *Chelidonium majus*. Die Blätter sind bekanntlich bei dieser allgemein verbreiteten Pflanze fiederschnittig mit zwei bis vier Fiederpaaren, die bekanntlich in ihrem Aussehen untereinander verschieden sind (Fig. 83, *a*, *a'*, *b*). Die beiden oberen Fiedern in der Abbildung 83, *a* und *a'*, sind vor allem bedeutend größer als das untere Paar *b* und besitzen auf ihrer unteren Hälfte einen öhrchenartigen Lappen (Fig. 83, *L*), der entweder beiden Fiederpaaren zukommt, oder nur bei einem, in diesem Fall immer beim unteren Fiederpaare *a'* anzutreffen ist. Diese beiden Fiederpaare sind unter einem spitzen Winkel gegeneinander geneigt, so zwar, daß sich die beiden

[1] Lubbock John, On buds and stipules, London 1899, p. 198 und 199. In some Crucifers, as for instance, in Cardamine impatiens, some of the lower leaves have rounded an thickened auricles, which in the upper leaves become prolonged into subulate, obtuse, falcate processes clasping the stem. These are often called stipules. They correspond to the auricles of other crucifers which are continous with the margin of the leaf.

Läppchen *L* berühren (Fig. 85, *L*). Auf diese beiden Fiederpaare folgt ein kleines, am Grunde des Blattstieles inseriertes Paar (Fig. 83, 84 und 85, *b*). An den unten am Stengel befindlichen Blättern kommt an kräftigen Trieben manchmal noch ein zweites kleines Fiederpaar, das im Aussehen mit dem ersten übereinstimmt, zur Entwicklung. Auch bei *Chelidonium* sehen wir das kleine Fiederpaar nur dort am Grunde des Blattstieles inseriert, wo aus den Blattachseln Blüten- oder Sproßknospen entstehen. Was aber diesen Fall so interessant macht, ist der Umstand, daß wir hier fast mit Gewißheit einen bestimmten Zweck der tiefen Inserierung des kleinen Fiederpaares zugrunde legen können: Schutz gegen Nässe, ohne aber andere äußere Einflüsse damit auszuschließen. *Chelidonium* gehört bekanntlich zu den typisch hygrophoben Pflanzen und der Schutz der jungen Organanlagen wird dadurch erreicht, daß die beiden Pseudostipulae eng an die Axillarknospen (*Bl*, Fig. 84 und 85) sich anlegen und anfangs auch nach oben hin dachig die Knospe überdecken. Auf einem späteren Entwicklungsstadium der Knospe beugen sich allmählich die Pseudostipulae von derselben weg, die Knospe entwickelt sich auf einem langen Stiele weiter und ragt über die beiden Pseudostipulae hinweg, so daß sie von diesen nicht mehr geschützt werden kann (Fig. 85). Allein sie scheint auch jetzt noch des Schutzes gegen Nässe und Sonne zu bedürfen; diesen übernehmen nun die beiden Lappen *L* (Fig. 85) des nächsten großen Fiederpaares, unter die die Knospe tritt und welche eine Art Dach bilden, welches wohl Regen und Sonne von den immer noch sehr zarten Knospen abhalten kann. Möglich, daß von den stets dicht mit Blattläusen besetzten Knospen, die diesen nicht schädlich zu sein scheinen, nebst dem Schutze gegen Regen und Sonne noch in anderer Richtung Schutz verlangt wird. Jedenfalls bietet *Chelidonium* ein schönes Beispiel für die Pseudostipulae sowie dafür, daß noch Teile eines zweiten Blattpaares als Schutzorgane in Verwendung kommen.

Ein überaus schönes Beispiel für die Ausbildung und Verwendung des unteren Fiederpaares als Pseudostipulae beschreibt Goebel,[1] nämlich *Cobaea scandens*. Das Laubblatt

[1] Goebel, Spezielle Organographie, p. 551 ff.

besitzt drei Fiederpaare, von denen das eine Paar am Grunde des Blattstieles inseriert ist und durch die Ausbildung eines länglich-rundlichen Läppchens auf der oberen Blatthälfte von den beiden anderen Paaren unterschieden ist. Diese beiden Lappen breiten sich schirmartig über die Axillarknospe aus, so daß selbe gegen Regen und Sonne, wie Goebel meint, geschützt ist. Die Natur dieser Stipulargebilde als Pseudostipulae ist klar. Denn man findet nebst solchen Fiedern mit deutlich entwickelten Lappen auch solche, welche sie gar nicht zeigen oder doch nur sehr schwach entwickelt haben, in welchem Falle sie sich von den anderen Fiederpaaren ungefähr gar nicht unterscheiden. Dazu kommt, daß sie ihre deutlichsten Lappen dort entwickeln, wo in den Blattachseln Knospen entwickelt werden, also auch nur ein gelegentliches und regionales Auftreten besitzen.

Auch in einem zweiten von Goebel[1] angeführten Falle bei einer *Quilandina* sp. aus Ceram mit doppelt gefiederten Blättern, bei welchen die untersten Fiedern als Stipularorgane entwickelt sind, ist die Zugehörigkeit derselben zu den Pseudostipularbildungen klar.

In die Kategorie der Pseudostipulae gehören wohl auch die öhrchenartigen Bildungen am Grunde der Stengelblätter von *Adenostyles albifrons, A. crassifolia* und noch anderer verwandter Arten, obwohl hier keine gefiederten Blätter vorkommen. Goebel[1] meint, »der einzige Grund, sie nicht als Stipulae zu bezeichnen, könnte eben nur der sein, daß die unteren Blätter damit nicht versehen sind; dafür können wir aber leicht einen biologischen Grund angeben. Die unteren Blätter haben aber nur die Stammknospe, die oberen die massigeren Infloreszenzanlagen zu schützen«. Diese Begründung paßt, wie ich glauben möchte, auch für viele der oben angeführten Beispiele von Pseudostipulae. Erinnert sei nur an *Artemisia, Knautia, Centaurea.* Auch dort sahen wir an den oberen Blättern, in deren Achseln Organe entstanden, das untere Fiederpaar am Blattgrunde entwickelt, auch dort waren an den unteren Blättern die Fiedern vom Grunde entfernt, also

[1] Goebel, l. c.

keine Schutzorgane vorhanden, offenbar aus demselben Grunde, den Goebel angibt, weil die unteren Blätter eben nur die Stammknospe zu schützen haben.

In der Familie der *Simarubaceae* kommen Stipulae im allgemeinen nicht vor. Nur für einige Arten geben Engler und Prantl[1] und Bentham und Hoocker[2] Nebenblätter an. Für die Familie sind Fiederblätter mit bis 16 Fiederpaaren charakteristisch. Es konnten also pseudostipulare Bildungen mit Sicherheit erwartet werden. Zu diesem Zwecke wurden primäre Blätter bei dem in Europa allgemein bekannten und kultivierten Baume, bei *Ailanthus glandulosa*, untersucht, für den ich nirgends Stipulae angegeben fand. Große, bis 8 *cm* lange und bis 3 *cm* breite, grünlichgelbe Schuppen umgeben die mächtigen Blattknospen. Die Knospenschuppen zeigen entweder gar keine Differenzierung an der Spitze oder nur eine undeutliche, in Form von drei schwach entwickelten Vorwölbungen (Fig. 22). Die ersten primären Blätter weisen einen mittleren Teil mit deutlichen Einkerbungen und zwei seitliche Höcker auf (Fig. 23). In dem nächsten Entwicklungsstadium der primären Blätter bemerkt man eine Lamina mit bereits deutlich abgesetzten seitlichen Lappen (Fig. 24) und den stark entwickelten Blattgrund. Von der Lamina spalten sich zunächst unten zwei Fiedern ab (Fig. 25), deren Gefäßbündel gleich wie die des nächsten Fiederpaares, das bereits deutlich durch die Einkerbungen am Rande der Lamina angedeutet ist, getrennt von dem mittleren Strange in dem häutigen Rande herablaufen (Fig. 24 und 25).

Aus dem gesonderten Verlaufe der Gefäßbündel der beiden ersten Fiederpaare kann wohl angenommen werden, daß auch das erste Fiederpaar nicht eine besondere Bildung des Blattgrundes darstellt, sondern denselben phylogenetischen Wert hat wie die übrigen hier in akropetaler Entwicklungsfolge angelegten Fiedern. Das Fiederpaar F_1 (Fig. 24) als auch das bereits deutlicher abgesetzte in einem vorgeschritteneren Stadium (Fig. 25, F_1) sind gleich hoch und in übereinstimmender

[1] Natürliche Pflanzenfamilien, III, 4, p. 202 bis 230.

[2] Genera plantarum, I, p. 306 ff.

Weise inseriert. Sie laufen in den breiten häutigen Rand des Blattgrundes aus, der hier in Übereinstimmung mit den großen Blattknospen so mächtig entwickelt ist, um seine Funktion als Schutzorgan erfüllen zu können. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung tritt auf der einen Seite eine Förderung in der Ausbildung der einzelnen Organe ein, die nicht bloß in dem einen Falle beobachtet wurde, sondern als eine ziemlich konstante Regel erkannt werden kann. Rechts ist in diesem Falle die Fieder (Fig. 26, F_1) weit vollständiger ausgebildet als links und erscheint am primären Blatte herabgerückt. Auch die zweite rechte Fieder ist weiter entwickelt und ihr Gefäßbündelstrang mit dem mittleren bereits vereinigt, während er links selbständig und parallel mit dem mittleren Strange herabläuft. Im Laufe der weiteren Entwicklung ist die rechte Fieder vollständig herabgerückt (Fig. 27, F_1) und die zweite rechte Fieder bis auf den Mittelnerv gespalten. Links ist die zweite Fieder gespalten und ihr Gefäßbündelstrang mit dem Hauptstrange vereinigt. Selten durch deutlichere Übergänge verbunden, folgt dann plötzlich das nächste Stadium (Fig. 28), bei welchem nun auch links das Herabrücken der untersten Fieder erfolgt ist, wenn auch noch nicht so weit wie rechts und der übrige Teil hat sich in ein Endblättchen und zwei seitliche Fiederpaare differenziert. Die weitere Entwicklung und Vermehrung der Fiedern ist für den Gang dieser Untersuchung ohne weiteres Interesse; dieses gilt dem ferneren Schicksale des herabgerückten Fiederpaares, der Pseudostipulae. Sie stehen gleich tief zu beiden Seiten des Blattgrundes (Fig. 29) und machen ganz und gar den Eindruck von Stipulae. Die Reduktion geht sehr schnell vorwärts, der Charakter von Fiedern schwindet mehr und mehr, da die an die Fiedern noch deutlich gemahnenden Zähnchen verschwinden (Fig. 29, 30, 31, 32).

Der flächenartigen Entwicklung folgt eine zylindrische (Fig. 32, 33, 34, 35) oder schmal kegelförmige, bis endlich am Blattgrunde der normal entwickelten Laubblätter gar nichts mehr vorhanden ist. Selten bleiben an den Laubblättern junger, schnell emporgeschossener Lohdentriebe die Stipularorgane auch an den Laubblättern erhalten.

Mit der äußeren Rückbildung hält auch die innere, anatomische, gleichen Schritt. Das herabgerückte Fiederpaar in Fig. 28 zeigt noch annähernd normal entwickelte und in entsprechender Anzahl vorhandene Spaltöffnungen. Ein Querschnitt durch die Fieder bei *a* in Fig. 28 läßt eine normal entwickelte Oberhaut (Fig. 55), ein gegen den Rand einschichtiges, gegen die Mitte aber zweischichtiges Palisadengewebe erkennen, das nur mit sehr wenig Chlorophyll versehen ist. Ein typisch entwickeltes Schwammparenchym mit zahlreichen Gefäßbündeln vervollständigt den Eindruck eines Querschnittes durch eine regelrecht gebaute Fieder von den oberen Fiederpaaren in Fig. 28. Die Epidermis besitzt einfache Haare und Köpfchenhaare. Der Schnitt durch die Pseudostipulae bei *a* in Fig. 32 gibt einen vollständig veränderten Bau. Die Oberhaut trägt nur einfache Haare, keine Köpfchenhaare mehr; das Palisadengewebe ist verschwunden und anstatt des Schwammparenchyms hat sich ein parenchymatisches Grundgewebe gebildet, das in der Mitte von einem Gefäßbündelstrange durchsetzt ist, in dem das Xylem kaum nachweisbar oder doch nur schwach entwickelt ist (Fig. 56).

Die Antwort auf die Frage, ob man es hier bei *Ailanthus glandulosa* mit Stipulae oder Pseudostipulae zu tun hat, dürfte nicht schwer sein, wenn man außer diesen morphologischen Verhältnissen genannter Spezies auch noch die Beschaffenheit anderer Vertreter der Familie in Betracht zieht. Der Familie der *Simarubaceae* kommen überhaupt eigentliche Stipulae nicht zu. Bei *Ailanthus* finden sich aber die Stipularbildungen nur bei den primären Blättern und auch hier in den einzelnen Blattknospen durchaus nicht bei allen Primärblättern und sie gehen ihrem entwicklungsgeschichtlichen Ursprunge nach auf zweifellos das unterste Fiederpaar zurück. Es dürfte deshalb berechtigt sein, auch hier von pseudostipularen Bildungen, also von Pseudostipulae, zu sprechen.

Für diese Annahme ist weiters bestimmend das Vorkommen von deutlichen pseudostipularen Bildungen bei einigen anderen Gattungen der Familie der *Simarubaceae.* Es sollen nach Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III, 4, p. 202 bis 230, und Bentham und Hoocker, Genera plantarum, I,

p. 306 ff., Stipulae vorkommen bei folgenden Gattungen, respektive Arten: *Picrasma javanica* Bl., *Rigiostachys*, *Irvingia*, *Brunellia*, *Klainedoxa*, *Cadellia* und *Harrisonia*. Ich untersuchte diesbezüglich das im botanischen Museum der Wiener Universität vorhandene Herbarmaterial und fand bei *Picrasma javanica* Bl. genau wie Bentham und Hoocker angeben: »foliis infimis interdum stipulaeformibus« unten am Grunde des Blattstieles zwei kurzgestielte Fiedern mit einer im Vergleiche zu dem nächsten oberen Fiederpaare kleineren aber sonst übereinstimmenden Lamina vor (Fig. 53). Die Entstehung dieser Pseudostipulae wird auf ähnliche Weise zustande gekommen sein wie bei *Ailanthus*; nur hat hier nicht die weitgehende Umbildung und Reduktion des Fiederpaares stattgefunden. Denn wäre bei *Ailanthus glandulosa* das herabgerückte Fiederpaar auf dem Entwicklungszustande stehen geblieben, den Fig. 28 darstellt — man denke sich die linke Fieder der rechten gleichgestaltet und den Stiel etwas verkürzt und ohne den häutigen Rand — so glichen die Pseudostipulae den Fiederpaaren, eine kleine Größenvariation ausgenommen, vollkommen. Und diese Entwicklung wurde bei einigen Arten der Familie der *Burseraceae* tatsächlich gefunden, worauf ich später noch zurückkommen werde.

Ähnliche Pseudostipulae, wie *Picrasma javanica*, scheint *Rigiostachys* zu haben. *Klainedoxa* ist durch ziemlich lange und große Pseudostipulae ausgezeichnet; etwas kleinere besitzt *Irvingia*. Vollkommen dürften mit *Ailanthus Brunellia* und *Cadellia pentastylis* und *C. monostylis* übereinstimmen. Von *Brunellia* sp. aus Kuba fand ich im Herbar ein Exemplar, an dessen Blattstielen sich einige Millimeter von der Blattbasis nach oben gerückt Pseudostipulae von schmal kegelförmiger Form (ungefähr so, wie in Fig. 31 bei *Ailanthus*) vorfanden, geradeso, wie ich es einigemale bei *Ailanthus* an kräftigen Wassertrieben sah. Die beiden *Cadellia*-Arten in Engler und Prantl sollen kleine, bald abfallende Stipulae besitzen. Wahrscheinlich sind es Bildungen wie bei *Ailanthus*.

Pseudostipulae dürften auch in der Familie der *Burseraceae* gesucht werden; denn die meisten Arten zeichnen sich durch den Besitz von Fiederblättern mit zahlreichen Fiederpaaren

aus. Bei der zugehörigen Gattung *Canarium*, die nach Engler und Prantl gegen 50 Arten umfaßt, findet sich vielfach das unterste Fiederpaar herabgerückt und ihr Charakter als Pseudostipulae wird dadurch noch deutlicher, daß sie oft noch eine merkwürdige Umbildung erfahren und dadurch von den Fiederpaaren ein verschiedenes Aussehen erhalten. Bentham und Hoocker[1] erwähnen bei *Canarium* besonders das stipulare Aussehen des unteren Fiederpaares: »Folia exstipulata, vel pinnulis inferioribus sessilibus stipulaeformibus imparipinnata«; p. 321: »Foliola infima Canarii interdum stipulas simulant«. Auch Lubbock[2] kommt auf diese Bemerkung der beiden Autoren zu sprechen, ohne daß er sich auf eine nähere Beschreibung und Untersuchung einließe.

Wie *Picrasma javanica* haben auch[3] *Canarium Boivini* und *C. madagascariense* Engl. ganzrandige und von den oberen Fiederpaaren nur durch die Größe verschiedene Pseudostipulae. Dagegen kommen bei *Canarium purpurascens*, *C. secundum* A. W. Benn. und *C. fuscum* Engl. zwar auch noch vielfach ganzrandige, daneben jedoch auch geschlitzte Pseudostipulae vor, die durch alle Übergangsformen mit den ganzrandigen verbunden sind. Eine solche Übergangsform von ungeschlitzten zu geschlitzten Pseudostipulae zeigt Fig. 54 von *Canarium secundum*. Tief zerschlitzte Pseudostipulae kommen bei *Canarium fissistipulum* Miqu. und *C. silvestre* Gärtn. vor (*C. silvestre*, Fig. 52). Wieder andere *Canarium*-Arten, z. B. *C. Künstleri* King, *C. Mehenbethense* Gärtn., *C. moluccanum* Bl. sind durch gesägte Pseudostipulae leicht kenntlich. Daß aber die geschlitzten Formen von Pseudostipulae mit den ganzrandigen gleichwertig sind, ist durch die Übergänge wohl hinreichend klar. Wahrscheinlich wird auch diese extreme und sonderbare Ausbildung, welche die geschlitzten Pseudostipulae aufweisen, mit einem besonderen Zweck in Zusammenhang stehen, worüber ich leider in der mir bekannten Literatur keine Aufklärung gefunden habe.

---

[1] Genera plantarum, I, 1862, p. 324 und 321.

[2] Buds and stipules, p. 200.

[3] Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III, 4, p. 239 u. 240.

Denn für den Knospenschutz allein, falls einer notwendig ist, dürfte die geschlitzte Form nicht notwendig sein.

Pseudostipulae fanden sich ferner noch in der Familie der *Meliaceae*. Sie scheinen nur bei wenigen Gattungen vorzukommen, sind aber durch ihre beträchtlich von den Fiedern abweichenden Formen sehr deutliche pseudostipulare Bildungen. Kleine, fast runde Pseudostipulae finden sich immer bei *Trichilia pseudostipularis* C. DC., *Trichilia otophorum* Miq. und bei der Gattung *Dysoxylum*.

Nicht unerwähnt mögen die *Sapindaceae* bleiben. Auch in dieser Familie finden sich bekanntlich größtenteils Fiederblätter und bei mehreren Arten stipulare Bildungen, die man als Pseudostipulae ansehen muß. Diese finden sich bei den Gattungen *Othophora*, *Othonephelium* (z. B. *Othonephelium stipulaceum*), bei *Placodiscus*, und zwar hier nur bei einer Art *Placodiscus pseudostipularis*, ferner bei *Melanodiscus* und *Pomelia*. Bei letzterer Gattung bei allen vier Arten vorhanden und von einheitlicher rundlicher Form.

Da Stipulae und Pseudostipulae verschiedener morphologischer Wertigkeit sind, so muß es theoretisch möglich sein, daß Stipulae und Pseudostipulae an einem und demselben Blatte vorhanden sind. Und in der Tat finden wir dies bei einer Reihe ganz allgemein verbreiteter und bekannter Pflanzen, z. B. bei *Anthyllis*, *Lotus* und *Tetragonolobus siliquosus*. Diese Pflanzen gehören zu den *Papilionaceae*, bei denen Stipularbildung eine ganz allgemeine Erscheinung ist.

Bei diesen Gattungen sind die eigentlichen Stipulae bis auf ein winzig kleines, kaum bemerkbares Zähnchen reduziert, das an der Spitze immer bei allen von mir untersuchten Exemplaren rot tingiert war und in ein ebenso gefärbtes, borstliches Haar endigte. Von vielen Autoren wurde dieses Zähnchen bisher schon für das eigentliche Nebenblatt gehalten, während sich andere dagegen aussprachen und Goebel bemerkt, daß dies nur durch eine vergleichende Untersuchung festzustellen wäre. Diese Untersuchungen lassen sich am besten bei *Anthyllis polyphylla* Kit. vornehmen. Die tief unten am Stengel inserierten Blätter zeigen das Nebenblatt ganz deutlich scheidig entwickelt (Fig. 87). Das vorhin erwähnte borstliche Haar

und das rote Spitzchen finden sich schon hier an der Spitze der beiden Stipulae und sie geben einen ganz guten Anhaltspunkt dafür ab, daß man es tatsächlich immer mit ein und demselben Organe zu tun hat. Bei den weiter oben am Stengel befindlichen Blättern tritt eine schnell fortschreitende Verkleinerung der Stipulae ein (Fig. 89 bis 94), bis endlich nur noch ein kleines hellrotes Zähnchen oder Pünktchen, mit dem erwähnten borstlichen Haare endigend, vorhanden ist. Je mehr aber das eigentliche Nebenblatt reduziert wurde, desto tiefer rückt das unterste Fiederpaar herab, die Stellung und Funktion des eigentlichen Nebenblattes übernehmend: es ist zum Scheinnebenblatt, zu Pseudostipulae geworden. So sind jetzt Stipulae und Pseudostipulae am selben Blatte vorhanden. In vollständig analoger Weise geht die Reduktion auch bei *Lotus* und *Tetragonolobus* von statten; nur ist es bei diesen beiden Gattungen nicht an jedem Exemplare, sondern nur an schnell emporgeschossenen sehr kräftigen Trieben zu sehen.

Stipulae und Pseudostipulae kommen ferner noch bei der Gattung *Sambucus* vor. An der Spitze der kleinen, ganz zu unterst am Grunde der Blattknospen befindlichen braunen Knospenschuppen von *Sambucus nigra* ist wiederum die uns schon bekannte Dreiteilung zu bemerken (Fig. 46). Die beiden seitlichen Höcker, die die Nebenblätter darstellen, rücken schon an den Knospenschuppen herab (Fig. 47), ein Verhalten, das ich nur hier bei *Sambucus nigra* und *Sambucus Ebulus* fand, aber immer in einer jeden Zweifel ausschließenden Deutlichkeit bemerkte. Die Spitze der Knospenschuppe differenziert sich durch seitliche Abspaltung eines zweiten Organpaares rechts und links (Fig. 47), zu dem bald ein drittes Paar folgt (Fig. 48). Unterdessen sitzt bereits das erste Stipularpaar am Grunde der Knospenschuppe (Fig. 48 und 49), während die nächst höheren seitlichen Organe (Fig. 49, *b*) eine merkliche Verkümmerung erfahren und an der Ausbildung, die die übrigen bereits deutlich abgesetzten Organe durchmachen, nicht Anteil nehmen. Auch diese rücken in manchen Fällen — nicht immer — herab (Fig. 50, *b*) und so kommt es, daß häufig noch ein zweites Paar Stipulae entwickelt ist. Bei *Sambucus Ebulus* kann man beobachten, daß noch ein drittes

Paar herabrückt, wenn auch nicht überall, so wenigstens nicht in seltenen Fällen. Man sieht, daß auch bei *Sambucus* die Nebenblätter, wenigstens das zweite Paar, wenn man das erste Paar als auf eine Bildung des Blattgrundes zurückgehend annehmen will, auf Fiederanlagen sich zurückführen lassen. Man sieht ja, daß eine seitliche Differenzierung nach der anderen in ganz gleicher Weise entsteht, von der ersten in Fig. 46 *a* angefangen bis *d* in Fig. 49. Man kann also auch die beiden Höcker (in Fig. 46, *a*) als die erste und frühzeitig herabrückende und verkümmernde Fiederpaaranlage ansehen. Dafür spricht, glaube ich, auch die Tatsache, daß selbst bei *Sambucus nigra* an kräftigen Lohdentrieben die fiederige Ausbildung erhalten oder doch deutlich angedeütet ist und somit von dem ersten Nebenblattpaare bis zu den normalen, der Assimilation dienenden Fiederpaaren alle Übergänge vorhanden sind. Bei *Sambucus Ebulus* ist dies eine längst bekannte Erscheinung (Fig. 86). Auf einen ähnlichen Fall bei *Sambucus nigra* machte zuerst Fritsch[1] aufmerksam. Er fand junge, durch übermäßige Nahrungszufuhr außerordentlich kräftig entwickelte Lohdentriebe, bei denen am Blattgrunde zwei bis drei Paar Stipulae deutlich fiederartig entwickelt waren. Diese fiederartige Entwicklung der Stipulae veranlaßte Fritsch mit Recht gegen die irrige Ansicht Poulsen's,[2] der die Stipulae von *Sambucus* als selbständige Bildungen des Blattgrundes, als Nectarien, und nicht als zu Nectarien umgewandelte Nebenblätter auffaßte, vorzugehen. Durch die im vorausgehenden gegebene genaue Entwicklungsgeschichte muß man die Ansicht von Fritsch bestätigen, sofern es überhaupt noch einer Bestätigung bedarf.

Bei den *Sambucus*-Arten stellen also die ersten Stipulae die normalen dar, die sich am Grunde aller Blätter gewöhnlich finden; das zweite und eventuell dritte Paar von Stipularbildungen sind die Pseudostipulae, die sich nur gelegentlich

---

[1] Fritsch K., Österr. bot. Zeitschrift, 39. Jahrg., 1839. Über die Eigentümlichkeiten außerordentlich üppig entwickelter Schößlinge des schwarzen Hollunders; p. 214.

[2] Poulsen, Om nagle Trikomer og Nectarier. Videnskabelige Meddelesler fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn 1875, p. 264—267.

finden. Alle Stipularbildungen sind auf Fiedern zurückzuführen (Fig. 51, *b*; Fig. 86, *bc*).

Hier möchte ich noch die Erörterung eines Falles anschließen, der streng genommen eigentlich nicht in den Rahmen dieser Untersuchungen gehört, da sich bei demselben pseudostipulare Bildungen nicht vorfinden. Allein aus einem bestimmten Grunde möge es erlaubt sein, die Resultate einer Untersuchung der primären Blätter an den Jahrestrieben von *Gymnocladus canadensis* anzuführen. Es finden sich die Stipulae hier nämlich geradeso wie Pseudostipulae nur in der Region der primären Blätter. Bei dieser Gattung fehlen bekanntlich ebenso wie bei *Gleditschia* die Stipulae an den entwickelten Laubblättern. Nur selten sieht man auch an diesen schwache Andeutungen.

Untersucht man im Frühjahre beim Aufbrechen der Blattknospen die untersten Schuppenblätter, so lassen sie die bereits oft besprochene dreiteilige Spitze erkennen. Sie entwickeln sich zu einem fiederteiligen Organe, wie es in Fig. 37 dargestellt ist, an dessen Grunde sich keinerlei deutliche stipulare Bildungen nachweisen ließen. Die untersten seitlichen Teile, wie es scheint gleichwertig einem Fiederpaare (Fig. 37, *a*), rücken nun, sobald sie diesen Grad ihrer Ausbildung erlangt haben, herab, auch hier wieder auf der einen Seite — es ist wie bei *Ailanthus* die rechte — schneller als auf der anderen Seite (Fig. 38). Die rechte Fieder sitzt alsbald am Grunde (Fig. 39), während die linke Fieder nur sehr langsam herabrückt. Bei den nächsten Primärblättern sitzen bereits beide Fiedern am Grunde als Stipulae auf (Fig. 40) und ihre Reduktion geht nun schnell von statten (Fig. 41 bis 45). Die Rückbildung kann bis auf vollständiges Fehlen der Stipulae stattfinden. Ohne Zweifel wird man hier echte Stipulae annehmen müssen, da ja in der Familie der *Papilionaceae* Stipulae regelmäßig vorkommen. Wir können auch einen Grund für die Rückbildung finden, denn die Stipulae gewähren wohl durch Vergrößerung der schützenden Fläche der Primärblätter den nach innen zu gelegenen jüngeren Laubblättern mehr Schutz; dagegen können sie in einer erkennbaren Weise den

sich entwickelnden Blattknospen in den Achseln der Laubblätter zu nichts dienen, da die Knospen sehr klein bleiben und von dem stark entwickelten und um die Knospen ausgehöhlten Blattgrunde hinreichend geschützt sind.

Bei den im Wiener botanischen Garten kultivierten *Gleditschia*-Arten (*Gleditschia triacantha*, *Gl. sinensis* und *Gl. caspica*) konnte ich keine Stipulae, selbst bei Anwendung einer entsprechenden Vergrößerung des Blattgrundes, erblicken. Doch geht auch hier die Entstehung der Stipulae bei den primären Blättern eines Sprosses in analoger Weise vor sich wie bei *Gymnocladus*. Es sind also auch bei *Gymnocladus* und *Gleditschia* Stipulae nur bei den primären Blättern deutlich entwickelt.

Interessant ist ferner die Tatsache, daß bei den meisten baum- und strauchartigen Leguminosen eine gleiche Rückbildung der Stipulae statthat. So findet man bei folgenden Gattungen die Stipulae an den Laubblättern entweder gar nicht entwickelt oder bis auf ein kleines Pünktchen reduziert; z. B. bei *Pterolobium*, *Acrocarpus, Colvillea, Princinia*, *Schizolobium*, *Martia, Dicorynia* etc. Man kann wohl mit Rücksicht auf ihre Zugehörigkeit zu den Leguminosen und mit Bezug auf das Verhalten von *Gymnocladus* und *Gleditschia* auch bei allen diesen Gattungen das Vorhandensein der Stipulae wenigstens bei den primären Blättern und ihre Entstehung aus Fiedern annehmen. Es fällt ihnen auch die folgende wichtige Aufgabe zu, bei den Primärblättern den Raum zwischen Blattgrund und dem ersten Fiederpaar auszufüllen. Auf diese Weise wird sowohl hier bei den Stipulae als auch bei den Pseudostipulae in den früheren Fällen eine fast lückenlos schließende Fläche (Schutzfläche) erzielt und die nach innen zu gelegenen Organe gegen äußere Einflüsse, wie schon wiederholt oben gezeigt wurde, gesichert (vergl. die Lage der Stipulae an einem primären Blatte von *Robinia hispida*, Fig. 101).

Ich habe die Besprechung der Stipulae der primären Sproßblätter von einigen Leguminosen hier aus einem speziellen Grund eingeschaltet. Wir sahen, daß sie in dem Ort ihres Auftretens mit den Pseudostipularbildungen übereinstimmen. Anderseits

zeigt auch die Art ihrer Bildung unverkennbare Ähnlichkeiten mit jener der Pseudostipulae. Es erscheint mir nicht unmöglich, daß diese Ähnlichkeit keine zufällige ist, sondern auf die Abstammung der Papilionaceenstipulae von Pseudostipulae hindeutet. Zu denselben Vermutungen drängen mich ähnliche Verhältnisse bei der Familie der Rosaceen.

Aus den vorstehenden Untersuchungen dürfte zur Genüge hervorgehen, daß die Berechtigung der Unterscheidung der »Pseudostipulae« nicht zu leugnen ist, da unter diesen Begriff tatsächlich Bildungen fallen, die zwar, wie gezeigt wurde, mit »echten« Stipulae vieles gemeinsam haben können, dagegen mit diesen gerade in wichtigen Merkmalen nicht übereinstimmen.

Pseudostipulae finden sich, soweit meine Beobachtungen reichen, bei Pflanzen mit gelappten oder gefiederten Laubblättern, und zwar:

1. an den primären Blättern eines Sprosses;
2. an den Hochblättern und bei den der Blütenregion mehr oder weniger genäherten Laubblättern;
3. seltener an den Blättern der ganzen Pflanze; dann aber sind sie gewöhnlich nicht am Grunde eines jeden Blattes vorhanden (*Canarium*).

In allen Fällen sind diese Pseudostipulae die speziellen Aufgaben adaptierten und mehr oder weniger an den Blattgrund herabgerückten basalen Abschnitte der Blattfläche. Ihre Aufgabe ist in allen von mir untersuchten Fällen die des Schutzes für jugendliche Organe. Es sind Anhaltspunkte vorhanden, welche die Annahme Goebel's, daß Stipulae phylogenetisch vielfach aus Pseudostipulae hervorgegangen sind, stützen.

Zum Schlusse erlaube ich mir, meinem verehrten Herrn Lehrer, Prof. Dr. Richard R. v. Wettstein, für die mir zuteil gewordene Unterstützung meinen besten Dank abzustatten.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1, 2, 3, 4 *Tecoma radicans.*

ps Pseudostipulae.

Fig. 1, 2 und 3 Primärblätter. Nat. Größe.

Fig. 5, 6, 7, 8, 9 *Juglans regia.*

Fig. 5 stellt ein ganz unten an der Blattknospenschuppe befindliches, braunes Schuppenblatt vor;

Fig. 6 ein nächst höher gelegenes.

Fig. 7 und 8 Übergangsformen von Schuppenblättern zu Laubblättern. — *ps* Pseudostipulae; *psl* (Fig. 7) Pseudostipulae mit Lamina. Die letztere in Fig. 8 und 9 deutlich entwickelt. Der häutige Saum in Fig. 9, *h*, noch am Petiolus vorhanden. — Fig. 5, 6, 7 etwas verkleinert. Fig. 8, 9 nat. Größe.

Fig. 10, 11, 12, 13 *Fraxinus Ornus.*

ps Pseudostipulae.

In Fig. 10 zeigt der mittlere Teil eine weitere Differenzierung durch Einschnitte an. — In Fig. 12, *bl*, tritt auf den *ps* wieder Laminarbildung auf. — Fig. 10 dem ersten, Fig. 11 dem zweiten, Fig. 12 dem dritten Schuppenpaar an der Blattknospe angehörend. Alle Figuren in nat. Größe.

Fig. 14 *Fraxinus excelsior.*

Vollständig entwickeltes Laubblatt von rückwärts gezeichnet. — *h* flügeliger Rand, am Mittelnerv des unteren Fiederpaares endigend. Verkleinert.

Fig. 15, 16, 17, 18 *Xanthoceras sorbifolia.*

Bezeichnung wie früher. — Fig. 15, 16, 17 Blattschuppen. Natürl. Größe.

Fig. 19, 20, 21 *Acer Negundo.*

Bezeichnung wie früher. — Fig. 19 und 20 Blattschuppen. Fig. 19 und 20 etwas vergrößert. Fig. 21 natürl. Größe.

Fig. 22, 23, 24, 25, 26 bis 36 *Ailanthus glandulosa.*

Fig. 22 kleines Schüppchen am Grunde einer großen Blattknospe.
Fig. 23 etwas höher inseriertes Schuppenblatt.
Fig. 24 ein primäres Blatt mit deutlich abgesetztem ersten Fiederpaar F_1; *h* häutiger Rand.
Fig. 25 F_1 deutlicher abgesetzt.
Fig. 26 rechts F_1 herabrückend.
Fig. 27 F_1 herabgerückt (rechts); F_2 zweites Fiederpaar mit fast vollständig entwickelter rechter Fieder.
Fig. 28 das erste Fiederpaar beiderseits fast ganz zum Grunde herabgerückt.
Fig. 29 bis 36 die Pseudostipulae *ps* verkümmern immer mehr. Alle Figuren nat. Größe.

Taf. I, Fig. 37; Taf. II, Fig. 38 bis 45. *Gymnocladus canadensis.*

Fig. 37 *a* Stipulae.
Fig. 38 und 39 zeigen wiederum das raschere Herabrücken an der rechten Seite. In Fig. 45 von Stipulae nichts mehr zu sehen.
Fig. 37, 38 und 39 Primärblätter. Nat. Größe.

Tafel II.

Fig. 46 bis 51 *Sambucus nigra.*

Fig. 46 *a* Stipulae.
Fig. 47 und die folgenden: *b* Pseudostipulae; *c* und *d* Fiedern; *e* zum Teile verkümmert. Nat. Größe.

Fig. 52 *Canarium silvestre.*

Nach Herbarmaterial gezeichnet. *ps* Pseudostipulae. Etwas verkleinert.

Fig. 53 *Picrasma javanica.*

Nach Herbarmaterial gezeichnet. *ps* wie oben. Etwas verkleinert.

Fig. 54 *Canarium secundum.*

Nach Herbarmaterial gezeichnet. Stellt die Übergangsform von geschlitzten (Fig. 52) zu ganzrandigen (Fig. 53) Pseudostipulae dar. Etwas verkleinert.

Fig. 55 *Ailanthus glandulosa.*

Querschnitt durch die Pseudostipula bei *a* in Fig. 28 von *Ailanthus glandulosa*, zur Hälfte gezeichnet mit drei Gefäßbündelsträngen.

Fig. 56 *Ailanthus glandulosa.*

Querschnitt durch die stark reduzierte Pseudostipula von *Ailanthus glandulosa* in Fig. 32 bei *a*. In der Mitte ein Gefäßbündelstrang vorhanden.

Fig. 57 bis 60 *Valeriana officinalis.*

ps wie früher.

Fig. 57 und 58 aus der Blütenregion; die folgenden weiter nach unten am Stengel inseriert. Nat. Größe.

Fig. 61 bis 63 *Centaurea Scabiosa.*

ps wie früher.

Fig. 61 und 62 unmittelbar der Blütenregion angehörend. Nat. Größe.

Fig. 64 bis 66 *Serratula cyanoides.*

ps wie früher.

Fig. 64 aus der Nähe der Blütenregion. — In

Fig. 66 die unteren Fiedern verkümmert und hinaufrückend. Nat. Größe.

Fig. 67 bis 71 *Knautia arvensis.*

Fig. 67 der Infloreszenzregion angehörend.

Fig. 68 und 69 unter der Infloreszenz gelegen. *ps* siehe oben.

Fig. 71 *L* flügelförmiger Lappen. Etwas verkleinert.

Taf. II, Fig. 72 bis 74; Taf. III, Fig. 75. *Artemisia vulgaris.*

ps wie früher. Etwas verkleinert.

Tafel III.

Fig. 76 bis 78 *Papaver orientale.*

ps wie früher. Etwas verkleinet.

Fig. 79 bis 82 *Achillea filipendula.*

ps wie früher.

Fig. 80 *ps* unsymmetrisch.

Fig. 82 zeigt das ungleichartige Hinaufrücken der verkümmerten Fiedern. Nat. Größe.

Fig. 83 bis 85 *Chelidonium majus.*

Fig. 83 bis 85, *b* Laubblätter mit den Pseudostipulae und den Lappen *L*, unter welche in Fig. 85 die Infloreszenz *Bl* tritt. Zwischen den Pseudostipulae in Fig. 84 die junge Infloreszenz *Bl*. Verkleinert.

Fig. 86 *Sambucus Ebulus.*

Ein entwickeltes Blatt. *a* Stipulae, *b* Pseudostipulae. Verkleinert.

Fig. 87 bis 95 *Anthyllis polyphylla.*

Fig. 87 Blatt vom Stengelgrunde. Die übrigen Blätter aus einer höheren Lage am Stengel. *st* Stipulae; *ps* Pseudostipulae. Nat. Größe.

Fig. 96 bis 100 *Rhus hemialata.*

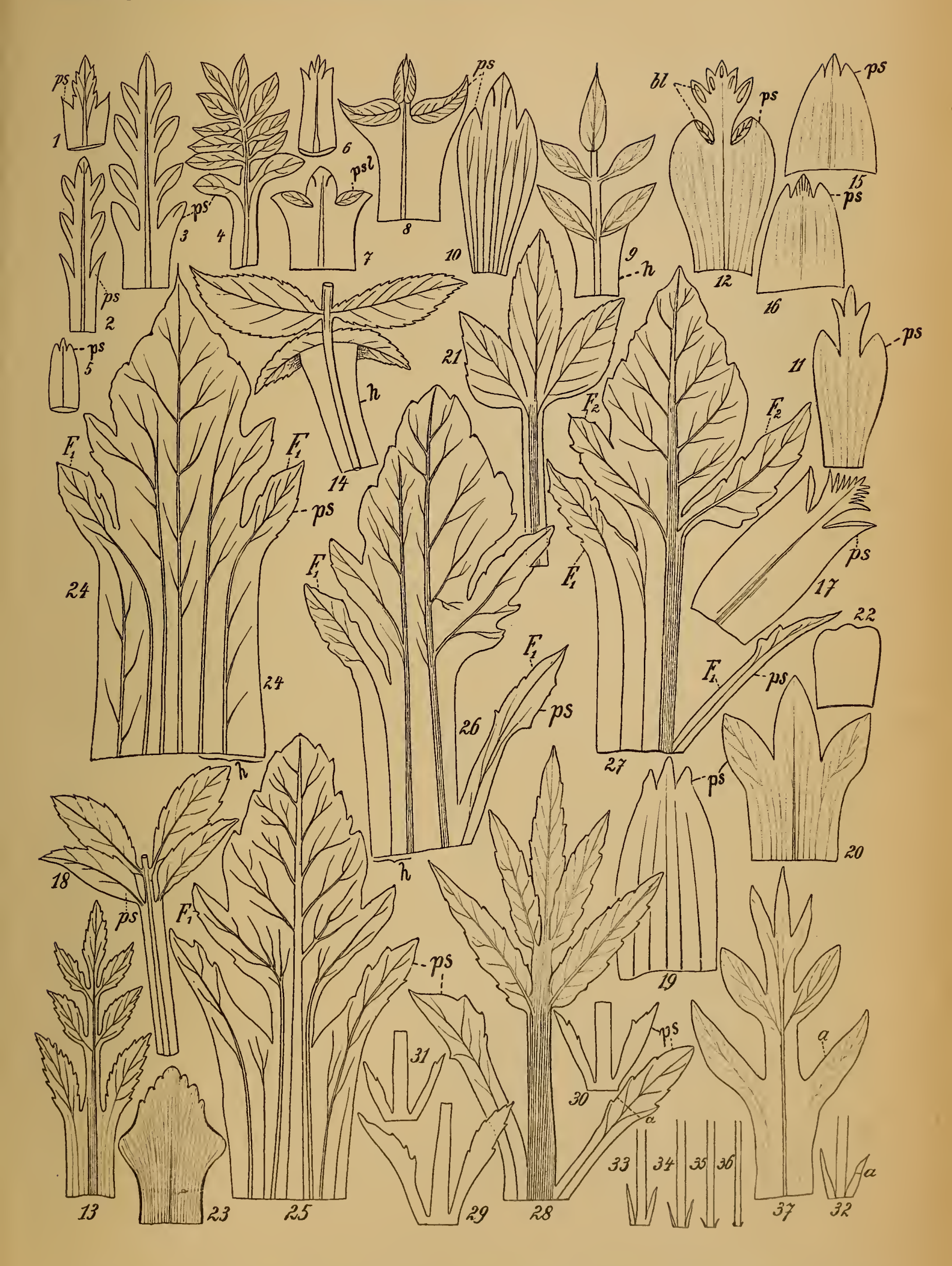
Fig. 96 Blattschuppe.

Fig. 97 noch nicht normal entwickeltes Laubblatt. *ps* Pseudostipulae, *l* Längsfurche auf den Pseudostipulae mit Laminabildung. *F* Fiedern mit starkem Mittelnerv auf der unteren Seite. Fig. 97 etwas vergrößert, die übrigen nat. Größe.

Fig. 101 *Robinia hispida.*

St Stipulae, welche den Raum zwischen Blattgrund und dem ersten Fiederpaar ausfüllen. Nat. Größe.

Schiller, J.: Untersuchungen über Stipularbildungen.



Schiller, J.: Untersuchungen über Stipularbildungen.



Schiller, J.: Untersuchungen über Stipularbildungen.

